

# 外來植物成功入侵的潛在黑手——菌根菌的角色及交互作用

◎林業試驗所育林組·李俊佑 (myco2324@tfri.gov.tw)、游漢明

◎中央研究院生物多樣性研究中心·陳可萱

◎特有生物研究保育中心·林子超

## 佇足在一個外來植物環伺的世界

回憶一下記憶中的早春，晨光微溫，冬雨陰霾給陽光一掃而空，那正是適宜輕裝出遊的好日子。踩著輕快的腳步出門，路旁的大花咸豐草隨風搖曳，恣意長滿在路旁時而荒廢的花台及行道樹植穴，他們好像就是你記憶中深邃的刻痕，彷彿自出生以來，便已與臺灣融為一體。而當你輕踩腳踏車沿新店溪往淡水河方向騎去，你很難忽略溪畔的禾草，與你期待看到的芒花或蘆花有所不同，取而代之的是狼尾花序的象草，因此你終於感覺到不對勁了，這些地方一直以來就是長滿這些植物嗎？其實，我們立足在一個外來植物(alien plant)環伺的世界。這些經人類有意或無意引進的外來植物，繁殖子代並成功建立族群，則成為歸化植物(naturalized plant)，其中有些歸化植物在新生育地快速地擴張，成為該地的優勢物種，逐漸取代相同生態區位(ecological niche)的原生植物(native plant)，改變植物社會的組成，甚使原先高多樣性的植物群聚轉變為近似單一物種組成的情形，它們便稱為入侵植物(invasive plant) (Reinhart & Callaway, 2006)。郊山不時出現覆蓋在樹叢上的小花蔓澤蘭、大肚山一帶成片的大黍(圖1)、南國恆春的銀合歡、低海拔及濱海地區的銀膠菊等，便是臺灣著名的入侵植物。

入侵植物對於生態系及人類的危害甚鉅，除了改變植物群聚、影響土壤養分循

環、壓迫原生植物生活空間，進而改變生態系的景貌，甚至造成人類的經濟損失。為了防治入侵植物，一直以來學者專注於瞭解這些入侵植物為何會能競爭贏土生土長的植物，在新生育地失控擴張？傳統上，天敵逃脫假說為最主流的解釋論點，如：入侵植物在非原生地並無長期共演化的病原或植食昆蟲，故其可恣意繁殖。然而，此假說並無法解釋許多外來植物成功入侵的現象，因此，學者們經過仔細爬梳後，發現那些與植物形成互利共生的生物，如陸域生物最大的共生體系——菌根菌(mycorrhizal fungi)，亦在外來植物入侵的過程裡扮演了重要角色。

## 菌根菌與植物的命運交纏

菌根是植物與真菌形成的共生構造，兩者間藉由特化的構造傳輸資源給彼此(圖2)。



圖1 大肚山大黍草原一景(李俊佑 攝)

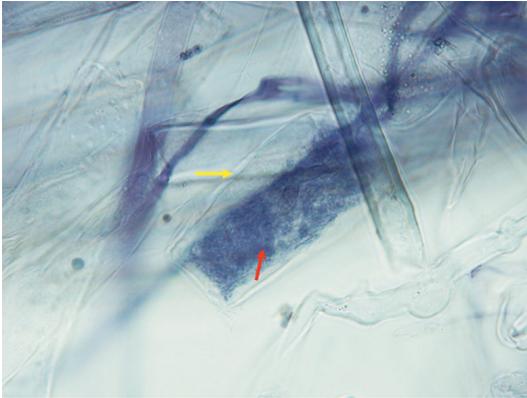


圖2 叢枝菌根菌與植物交換養分的構造—叢枝(紅箭頭處為叢枝, 黃箭頭所指為植物根系的皮層細胞, 本圖以0.5% trypan blue染色, 李俊佑 攝)

目前, 研究資料推估約有92%的植物(以科的分類層級推測), 在某一個生活史階段形成至少一型的菌根, 其中又以叢枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)最為普遍。然而菌根菌與植物之間的關係, 並不是簡單的單一互動關係。在自然環境中, 複雜的菌根菌與複雜的植物形成複雜的共生關係, 而外在環境因子(如: 土壤養分)又會影響資源互易的利弊, 使其成為動態的寄生—互利共生關係; 同時, 植物的菌根依賴度(mycorrhizal dependency)又有所差異, 故使菌根菌成為影響與植物群聚組成的重要因子。以上特性, 自然賦予菌根菌成為外來植物入侵戲碼的潛在黑手。

為更有系統分析菌根菌於其中的可能角色, 並預測哪種植物較可能成為入侵植物, 學者們回顧已知研究成果建立不同論述。Pringle等人(2009)的文獻回顧文章提出七個思考觀點, 包含: 入侵植物的菌根狀態(mycorrhizal status, 即是否產生菌根, 是兼性或絕對菌根植物?)、入侵植物-菌根菌的回饋關係(是否

為正回饋? 還是負回饋?)、菌根菌的生物地理分布及傳播情形等等, 依據些觀點, Pringle等人(2009)認為非菌根植物(non-mycorrhizal plant)或兼性菌根植物(facultative mycorrhizal plant)較可能成為入侵植物。Shah等人(2009)則指出目前菌根菌的影響機制的主要假說有: 抵抗假說(resistance hypothesis, 指新生育地沒有適當的共生菌根菌因而成功地排除入侵植物)、強化互利共生假說<sup>1</sup>(enhanced mutualisms hypothesis, 指入侵植物較原生植物獲得更多的菌根利益, 並促成菌根菌群聚的變化, 進一步使其更具優勢)以及劣化互利共生假說(degraded mutualisms hypothesis, 指非菌根植物入侵後造成菌根菌族群量下降, 影響生育地的原生菌根植物)等。此外, Shah等人(2009)更強調入侵植物的菌根狀態對於其與原生植物間養分競爭的影響, 以及入侵植物與菌根菌間的回饋關係。Aslani等人(2019)則進一步提出植物菌根生態棲位(Plant mycorrhiza niche space, 以下簡稱PMNS)的架構以補充前述論點的不足, 此架構同時考量菌根性狀(mycorrhizal trait, 類似mycorrhiza status)、植物性狀(plant trait, 包含生活型及生命週期)及生態系型(ecosystem type)。憑藉PMNS的分類方法, 我們能初步預測外來物種的入侵能力以及其比較可能入侵什麼生育地, 如作者預測外來植物與原生植物若具有相似的PMNS, 則菌根在入侵過程較無重要性, 若兩者PMNS相差極大, 則可能會有嚴重的影響, 如: 外來植物為非菌根植物, 而原生植物為絕對菌根植物且狹適應性(specialist)時, 菌根菌便為重要的影響因子。以下, 我們分別以數個案例介紹菌根菌影響外來植物入侵的主要機制。

## 案例以及入侵成功後對生態系的影響

劣化互利共生假說：

劣化互利共生假說，指入侵植物導致新生育地的菌根菌的豐度減少，影響新生育地中依賴菌根的原生植物的生長，進而競爭贏原生植物。這一類入侵植物自己並不產生菌根，或其產生的菌根型與新生育地植物所生的不同，缺乏宿主的菌根菌無法獲得宿主豐沛的碳源，因而豐度逐漸減少。這一類的入侵植物，如義大利薊(*Carduus pycnocephalus*)、蔥芥(*Alliaria petiolata*)、虎杖(*Reynoutria japonica*)、芥菜(*Brassica nigra*)、藥鼠李(*Rhamnus cathartica*)等(Pakpour & Klironomos, 2015; Pinzone *et al.*, 2018; Stinson *et al.*, 2006; Vogelsang & Bever, 2009)。其中，前四種植物為非菌根植物，藥鼠李則為外生菌根植物，皆與被入侵之生育地的優勢物種所產生的菌根類型不同。研究發現，生長過義大利薊及蔥芥的土壤，其叢枝菌根感染潛力(mean infection potential)皆降低，顯示土壤中具感染力的AMF (arbuscular mycorrhizal fungi, 叢枝菌根菌) 繁殖體明顯減少。盆鉢栽植試驗，將原生的加拿大鼠麴草(*Pseudognaphalium californicum*)種植在曾栽植過義大利薊的土壤，其生長表現不如種植在曾栽植原生植物的土壤，進一步證實原生植物的生長與減少的菌根菌有關(Vogelsang & Bever, 2009)。

另一方面，此類入侵植物除了不是原生菌根菌適當的宿主外，有些甚至會分泌毒他物質抑制菌根菌的生長、萌芽或感染植物的能力，因而削弱原生植物的生長表現及競

爭能力，如：蔥芥及虎杖。蔥芥是北美森林相當嚴重的入侵物種，一般生長在林緣，然而憑藉其耐蔭能力，近年已入侵許多樹冠鬱閉的森林，競爭壓迫地被層植物及林下更新小苗。前人研究發現，蔥芥的根部萃取液會減少原生植物苗木的菌根感染率以及生長表現，同時根部萃取液亦抑制*Glomus*、*Acaulospora*兩屬AMF孢子的萌發率(圖3)。另一方面，蔥芥的葉片亦有類似效果，能抑制菌根依賴度高的原生植物—錐花鹿藥(*Maianthemum racemosum*)的菌根感染率及生長(Hale *et al.*, 2016)。目前，學者推斷蔥芥的毒他物質應該為allyl isothiocyanate或其前驅物，該物質僅0.001mM的濃度，便能抑制常見的森林AMF孢子—*Glomus clarum*的萌發率，證實蔥芥確實以毒他物質干擾原生植物形成菌根，藉此成功入侵生育地(Cantor *et al.*, 2011)。

強化互利共生假說：

此機制與劣化互利共生的機制大相逕庭。這類入侵植物可以產生菌根，且菌根型與被入侵之生育地優勢植物同型，其會與當地的AMF形成正回饋效應，促成群聚的變化，並增加入侵植物的競爭優勢，此類入侵植物如：加拿大一枝黃花(*Solidago canadensis*)等。加拿大一枝黃花是中國東南方嚴重的入侵植物，它入侵許多廢耕地及擾動區域。前人研究發現，栽植加拿大一枝黃花後的土壤，其土壤AMF群聚結構會明顯改變，原來比例最高的*Funneliformis mosseae*下降，而*Claroideoglossum etunicatum*及*Funneliformis geosporum*的相對豐度增加，後續的盆鉢試驗亦證明土壤AMF群聚結構的變化，有利



圖3 常見的叢枝菌根菌的孢子A. *Acaulospora mellea*, B. *Scutellospora calospora*, C. *Sclerocystis rubiformis*, D. *Claroideoglomus claroideum*。圖僅為示意，並非本研究之孢子(李俊佑 攝)

於加拿大一枝黃花，而不利原生植物雞眼草(*Kummerowia striata*)的生長。(Yang *et al.*, 2014; Zhang *et al.*, 2010)。

更好的宿主？—搶走原生植物共生夥伴以得到更多優勢

有些情況，外來植物並沒有減少新生育地的菌根感染源，也並無明顯改變AMF的群聚結構，發生入侵植物-菌根菌群聚的正回饋的現象。這些外來植物，另闢蹊徑，它與原生植物生長在一起時，原生植物菌根菌感染率會減少，菌根菌轉而投效新的宿主與它共生，並促進入侵植物的生長表現。這一類植物如：斑點矢車菊(*Centaurea maculosa*)及藍

刺頭(*Echinops sphaerocephalus*)。前人混植實驗便指出，有接種AMF的斑點矢車菊與原生植物—*Festuca idahoensis*混植時，它的生長表現較未接種AMF的處理佳(Marler *et al.*, 1999)，學者推測這或許與共同菌絲網的碳及磷傳遞有關(Carey *et al.*, 2004; Zabinski *et al.*, 2002)。而藍刺頭的共存混植試驗亦顯示，藍刺頭與原生的旋覆花(*Inula conyzae*)一起生長時，其會抑制旋覆花的AMF感染率，減低AM對其的助益(Řezáčová *et al.*, 2020)。

再環顧四週，我們能夠做什麼呢？

依據2017年臺灣維管束植物紅皮書名錄的紀錄，我國的歸化植物跨95科、383屬，共

表1 臺灣常見入侵植物的菌根型，菌根資料來源參考FungalRoot (Soudzilovskaia *et al.*, 2020)

AM：arbuscular mycorrhiza，指該植物可產生叢枝菌根；NM：non-mycorrhiza，指該植物不產生菌根

中文名	學名	菌根型
銀合歡	<i>Leucaena leucocephala</i>	AM
大花咸豐草	<i>Bidens pilosa</i>	AM
象草	<i>Pennisetum purpureum</i>	AM
大黍	<i>Megathyrsus maximus</i>	AM
銀膠菊	<i>Parthenium hysterophorus</i>	AM
小花蔓澤蘭	<i>Mikania micrantha</i>	無資料， <i>Mikania</i> 屬為AM
香澤蘭	<i>Chromolaena odorata</i>	AM
大扁雀麥	<i>Bromus catharticus</i>	<i>Bromus</i> 屬為AM，但記錄顯示 <i>Bromus catharticus</i> 為NM (僅1筆紀錄)
鴨茅	<i>Dactylis glomerata</i>	應為AM，但少部分資料記載為NM，資料庫作者群認為是NM 檢測錯誤。
歐洲黃菀	<i>Senecio vulgaris</i>	AM
毛地黃	<i>Digitalis purpure</i>	AM
巴拉草	<i>Pennisetum polystachion</i>	AM
星草	<i>Cynodon plectostachyus</i>	無資料， <i>Cynodon</i> 屬為AM
牧地狼尾草	<i>Pennisetum polystachion</i>	AM
美洲含羞草	<i>Mimosa diplotricha</i>	無資料， <i>Mimosa</i> 屬為AM
田菁	<i>Sesbania cannabiana</i>	AM
布袋蓮	<i>Eichhornia crassipes</i>	NM-AM
馬櫻丹	<i>Lantana camara</i>	AM
空心蓮子草	<i>Alternanthera philoxeroides</i>	NM
青莧	<i>Amaranthus patulus</i>	無資料， <i>Amaranthus</i> 屬為NM-AM
豬草	<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	AM
掃帚菊	<i>Aster subulatus</i>	無資料， <i>Aster</i> 屬為AM
美洲闊苞菊	<i>Pluchea carolinensis</i>	無資料， <i>Pluchea</i> 屬為AM
翼莖闊苞菊	<i>Pluchea sagittalis</i>	無資料， <i>Pluchea</i> 屬為AM

計679種。這其中僅有部分在野外棲地大量繁殖，排擠原生植物生長，甚至改變了環境樣貌。目前我國防治入侵物種的方法，主要以人工移除為主，或引進天敵，或發展入侵植物的應用來降低族群數量。考量本文前述的前人研究，或許菌根亦在臺灣的外來植物成功入侵扮演某些角色，實有必要再行探究這些植物的菌根狀態及菌根依賴度等菌根性狀，茲僅就臺灣常見的入侵物種及FungalRoot (Soudzilovskaia

*et al.*, 2020) 的資料，初步整理了這些物種的菌根型(表1)，然仍需實際研究其菌根性狀及其他共生交互作用，以實際釐清菌根的角色，以期未來能提供有助於入侵植物防治的新方法(參考文獻請逕洽作者)。

<sup>1</sup> 另一說將此假說定義為：新生育地的菌根提供入侵植物的幫助，較其在原生育地所獲得的幫助多，本文舉例不採此說。